昆 虫 学 报 *Acta Entomologica Sinica*，October 2008，51(10)：1050 – 1054　　ISSN 0454-6296

根瘤蚜侵染不同抗性葡萄对根结形成及植株营养消耗的影响

杜远鹏，王兆顺，杨　阳，赵　青，翟　衡*，王忠跃
（山东农业大学园艺科学与工程学院，作物生物学国家重点实验室，山东泰安　271018）

摘要：为探讨不同抗性水平的葡萄砧木和品种被葡萄根瘤蚜 *Daktulosphaira vitifoliae* Fitch 侵染形成根结的状况及其对植株营养消耗的影响，采用盆栽方式接种根瘤蚜，测定了葡萄根结数量、质量及碳水化合物和脯氨酸含量等指标。结果表明：砧木 5BB，1103P，SO4，3309C，101-14Mgt 被根瘤蚜侵染后均不形成根结；140Ru，Lot 和 110R 仅形成少量根结而不能形成根瘤；砧木贝达、栽培品种赤霞珠、巨峰和达米娜不仅能够形成根结和根瘤，而且根系腐烂程度严重。越敏感的品种形成的根结数量和体积越大，达米娜、巨峰和赤霞珠根结重占根重比例分别高达 40.02%，37.08%和 35.36%，百个根结质量分别是 140Ru 的 4.4，3.5 和 4.3 倍。3 个形成根结的砧木的枝条生长量平均减少 16.5%，而 4 个高感品种的生长量平均减少 43%。根结质量与根结内的营养积聚呈正相关，其中根结质量与淀粉含量增加量的相关系数达 0.94，与可溶性糖含量增加量的相关系数达 0.81，与游离脯氨酸含量增加量的相关系数达 0.93。

关键词：葡萄根瘤蚜；葡萄品种；抗性；根瘤蚜侵染；营养；根结；根瘤
中图分类号：S663.1　　**文献标识码**：A　　**文章编号**：0454-6296(2008)10-1050-05

Nodosity formation and nutrition consumption in grape cultivars with different phylloxera-resistance and infested by grape phylloxera

DU Yuan-Peng，WANG Zhao-Shun，YANG Yang，ZHAO Qing，ZHAI Heng*，WANG Zhong-Yue (State Key Laboratory of Crop Biology，College of Horticulture Science and Engineering，Shandong Agricultural University，Tai'an，Shandong 271018，China)

Abstract: Nodosity formation in grapes with different resistance to grape phylloxera (*Daktulosphaira vitifoliae* Fitch) infestation was studied by potted plant test of inoculation. Number，weight，and contents of carbohydrates and proline of nodosities were tested. The result showed that the rootstocks 5BB，1103P，SO4，3309C and 101-14Mgt did not produce nodosities after infected by phylloxera，while the rootstocks 140Ru，Lot and 110R produced a little nodosities but no tuberosities. The rootstock Beta and cultivars Cabernet Sauvignon，Kyoho and Tamina，however，produced lots of nodosities and tuberosities with the roots perished seriously. The more susceptible varieties had more and larger nodosities. The nodosity accounted for 40.02%，37.08% and 35.36% of the total weight of Tamina，Kyoho and Cabernet Sauvignon，respectively. The total weight per 100 nodosities in the three cultivars reached 4.4，3.5 and 4.3 times of that of 140Ru，respectively. The average reduction of cane growth of 140Ru，Lot and 110R was 16.5%，while 43% for the four highly susceptible varieties. The assay of correlation between nodosity weight and nutrient accumulation in nodosities showed that they were significantly positively correlated: nodosity weight was positively correlated with the increment of starch，sugar and proline.

Key words: Grape phylloxera; grape cultivars; resistance; phylloxera infestation; nutrition; nodosity; tuberosity

基金项目：2006 年农业部病虫害疫情监测与防治项目；国家自然科学基金项目（30871680）
作者简介：杜远鹏，女，1982 年生，山东蓬莱人，博士研究生，研究方向为葡萄抗性生理，E-mail：001duzi@163.com
* 通讯作者 Author for correspondence，Tel.：0538-8241335；E-mail：hengz@sdau.edu.cn
收稿日期 Received：2008-04-24；接受日期 Accepted：2008-08-05

随着葡萄根瘤蚜 *Daktulosphaira vitifoliae* Fitch 在世界新酿酒葡萄产区如美国、澳大利亚、新西兰等国家的不断扩散，以及强致病性生物型的出现（Song and Granett，1990；De-Benedictis and Granett，1992；Corrie *et al*.，2003；Umina *et al*.，2007；Trethowan and Powell，2007），有关葡萄根瘤蚜的研究又成为热点。我国自 2005 年 6 月在上海首次发现葡萄根瘤蚜后已经有多个地区陆续发现葡萄根瘤蚜，有关根瘤蚜和品种抗性的研究也在展开（杜远鹏等，2008）。

根瘤蚜不但直接为害根系，削弱根系的吸收、输送水分和养分功能，而且刺吸后的伤口为病原菌微生物的繁衍和侵入提供了条件，导致被害根系进一步腐烂、死亡，从而严重破坏根系对水和养分的吸收、运输，逐步造成树势衰弱，影响产量和品质，最终毁灭葡萄园。

根结及根瘤的形成量是评价葡萄抗根瘤蚜能力的重要依据（Boubals，1966a，1966b）。新根被根瘤蚜刺吸为害后发生肿胀，形成菱形或鸟头状根结，粗根被侵害后形成根瘤。有些抗性砧木根系上也出现根瘤蚜为害，目前砧木上出现根结的现象越来越普遍（Kocsis *et al*.，1999），但仅形成少量根结而不形成根瘤。Boubals（1994）发现德国出现一种强侵染性的根瘤蚜类型，能够侵染几乎所有的河岸葡萄和冬葡萄的杂交后代使其形成根结。根结形成是否影响植株生长已经引起关注，本实验对根结形成与根结内营养物质积累进行初步研究，以期了解根结对植株生长的影响并为抗性砧木的选择提供理论基础。

1　材料与方法

1.1　试材及处理

实验于 2007 年 4 月进行，葡萄试材分别为：砧木 5BB，SO4，3309C，101-14Mgt，Lot，1103P，140Ru，110R 及贝达，栽培品种为公酿 1 号、赤霞珠、巨峰和达米娜。葡萄根瘤蚜取自陕西灞桥。

各葡萄品种均为一年生苗，每株种植在不漏水的花盆中，花盆容积约 5 L，按照泥炭，蛭石和土按 3.5:1:1.5 的比例混配培养基质。待萌芽后于每株根部接种 200 粒葡萄根瘤蚜卵，以未接种蚜虫的植株为对照，每一处理设 10 个重复。置校园防雨网室中，地面设置成水池，以防蚜虫逃逸，花盆下垫有砖头高于水面。其他常规管理。

1.2　葡萄根结形成及根结内营养物质测定方法

接种 60 d 后各试材取出 5 株，称量总根系质量，计数根系所有根结个数并称重，计算百个根结质量，统计腐烂根结个数并计算其比例；采用蒽酮比色法测定根结内淀粉和可溶性糖含量；采用茚三酮法测定根结内脯氨酸含量。

1.3　葡萄枝条生长量测定方法

落叶后对各试材的枝条生长量进行测量，每处理重复 10 次；完整取出根系观察被侵染状况。

1.4　数据统计

全部数据用 SPSS13.0 软件进行单因素方差分析，并进行 LSD 多重比较并依据 Boubals（1966a）抗性标准进行抗性分级。

2　结果与分析

2.1　供试葡萄砧木和品种形成根结和根瘤的差异

接种 60 d 后将整盆植株倒在铺有塑料布的水泥地上，观察根结及根瘤形成状况，发现 5BB，1103P，SO4，3309，101-14Mgt 被根瘤蚜侵染后均未形成根结和根瘤，140 Ru，Lot 和 110R 能够形成少量根结（表 1），但未形成根瘤；贝达和公酿形成较多的根结和少量根瘤；赤霞珠、巨峰和达米娜形成的根结数多，均约为 140Ru 根结数量的 4 倍，同时有较多的根瘤，以达米娜最多。

新根被侵染后形成的根结是根瘤蚜取食的能量库，物理表征则是根结质量的增加。肉眼观察抗性砧木形成的根结明显小而少，Lot，140Ru 和 110R 的百个根结质量仅 0.8 g 左右，贝达和公酿大于 1 g，而巨峰、赤霞珠、达米娜形成的根结明显较大，百个根结质量分别是 140Ru 的 3.5，4.3 和 4.4 倍。

Lot，140Ru 和 110R 形成根结的质量占根系总质量的比例也较小，仅为 10% 左右；贝达的根结比重明显上升，占根重的 30%；而赤霞珠，巨峰和达米娜根结重量占其根重的 35% ~ 40%。

接种 60 d 后形成的根结已经有较高比例的溃败，其中 5 个敏感品种腐烂根结数量占总根结的平均 43.5%，而 Lot，140Ru 和 110R 溃败根结所占比例明显较高，分别达到 53.3%，56.4% 和 60.5%，存在敏感性高而腐烂速度低的趋势。

2.2　根瘤蚜侵染对葡萄枝条生长量的影响

落叶后将整盆植株完整倒在铺有塑料布的水泥地上，发现根结形成情况与接种后 60 d 时相似，但溃败-腐烂量均明显增加。5BB，1103P，SO4，3309，

表 1　不同抗性葡萄品种和砧木形成根结的差异比较

Table 1　Comparison of nodosity in different resistant grape varieties and rootstocks infested by phylloxera

品种 Varieties	根结形成数量(个) Number of nodosities	溃败根结比例(%) Percent of perished nodosities	百个根结质量(g) Weight of per 100 nodosities	根结重占根重比例(%) Weight ratio of nodosity to total roots
Lot	52.5 ± 6.03c	53.33a	0.81 ± 0.05c	9.77c
140Ru	54.83 ± 8.36 c	56.39 a	0.80 ± 0.05 c	8.70 c
110R	67.66 ± 7.42 c	60.54 a	0.84 ± 0.03 c	11.54 bc
贝达 Beta	167.97 ± 10.30 b	48.36b	1.40 ± 0.11 b	29.57 ab
公酿 1 号 Gongniang No.1	150.71 ± 7.22 b	43.50bc	1.54 ± 0.03 b	20.77 b
赤霞珠 Cabernet Sauvignon	213.57 ± 11.02 a	41.83 bc	3.47 ± 0.18 a	35.36 a
巨峰 Kyoho	218.17 ± 12.05 a	38.52 c	2.79 ± 0.45 a	37.08 a
达米娜 Tamina	221.02 ± 10.15 a	45.38 b	3.52 ± 0.48 a	40.02 a

表中数据为平均值 ± 标准差；同列数据后不同小写字母表示在 0.05 水平上的差异显著性(LSD 多重比较)。下同。Data were mean ± *SD*; the data in the column followed by different small letters show significant difference at 0.05 level (by Fisher's LSD test). The same below.

101-14 Mgt 均未形成根结和根瘤，属于高抗根瘤蚜即 0 级；140Ru，Lot 和 110R 仍然保持少量根结，但一直未形成根瘤，抗性级别为 1；山葡萄品种公酿 1 号被侵染后能够形成大量根结和部分根瘤，但皮层的腐烂程度较轻，抗性级别为 2；贝达和栽培品种赤霞珠、巨峰和达米娜不仅能够形成大量根结和根瘤，而且粗根腐烂程度较严重，对根瘤蚜极为敏感，抗性级别为 3。

落叶后测量供试葡萄枝条生长量(表 2)，发现未形成根结的抗性砧木 SO4，5BB，101-14Mgt 的枝条生长量没有受到影响；4 个高感品种的生长量平均减少 43%，其中达米娜，巨峰和赤霞珠枝条生长量平均减少 51%；贝达的生长量也减少达 40%；引人注目的是砧木 140Ru，Lot 和 110R 的枝条生长量也有明显减少，平均降低了 16.5%。

表 2　根瘤蚜侵染对不同葡萄品种枝条生长量的影响

Table 2　Effects of phylloxera infestation on grape cane growth of different grape varieties

品种 Varieties	未接种枝条生长量(cm) Growth of uninfested cane	接种枝条生长量(cm) Growth of infested cane	减少量(%) Reduction
SO4	90.75 ± 6.90 a	89.63 ± 5.43 a	1.24 ± 3.05 e
5BB	89.57 ± 6.78 a	88.00 ± 5.32 a	1.75 ± 2.24 e
101-14Mgt	88.20 ± 7.40 a	87.28 ± 4.70 a	1.05 ± 2.40 e
140Ru	53.40 ± 10.35 a	44.75 ± 6.08 b	16.20 ± 2.52 d
Lot	55.80 ± 9.36 a	46.70 ± 8.62 b	16.31 ± 4.17 d
110R	54.00 ± 11.28 a	44.75 ± 7.26 b	17.13 ± 4.77 d
贝达 Beta	73.90 ± 6.32 a	44.29 ± 5.40 b	40.07 ± 4.00 bc
公酿 1 号 Gongniang No.1	68.33 ± 8.15 a	43.67 ± 6.32 b	36.09 ± 2.73 c
赤霞珠 Cabernet Sauvignon	68.00 ± 8.42 a	37.90 ± 5.62 b	44.26 ± 1.98 abc
巨峰 Kyoho	51.00 ± 7.06 a	24.67 ± 4.68 b	51.63 ± 4.52 ab
达米娜 Tamina	68.33 ± 8.64 a	29.25 ± 4.05 b	57.20 ± 3.35 a

第 2 列和第 3 列横向比较，第 4 列纵向比较；小写字母表示在 0.05 水平上的差异显著。The second and third column were horizontally compared, while the fourth were longitudinally compared. Different small letters represent significant difference at 0.05 level.

2.3　根结形成对淀粉的积聚作用

根瘤蚜侵染葡萄根系后，根结内淀粉含量比未侵染的根尖显著增加，增加量顺序由大到小依次为赤霞珠 > 巨峰 > 公酿 1 号 > 贝达 > 110R > 140Ru，其中赤霞珠和巨峰是其对照的 9.3 和 8.3 倍；贝达和公酿 1 号分别是其对照的 4.7 和 4.8 倍；而 110R 和 140Ru 根结的淀粉含量最少，均是其对照的 1.5 倍(图 1)。

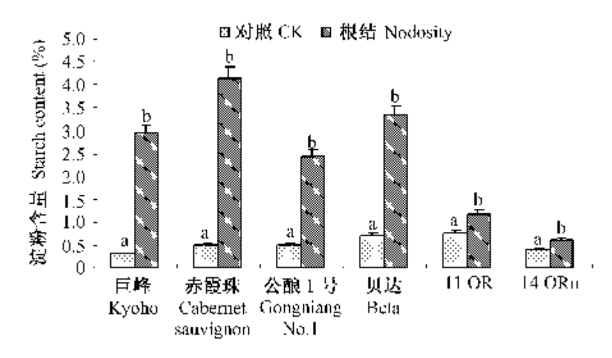


图 1　不同葡萄品种根结形成对淀粉的积聚效应

Fig. 1　Effects of nodosity formation on starch accumulation in different grape varieties

2.4　根结形成对可溶性糖含量的积聚作用

根结内的可溶性糖含量比未侵染的根尖显著升高，变化趋势与淀粉相似，但变化幅度小于淀粉。巨峰，赤霞珠和公酿根结的可溶性糖含量比对照增加了一倍以上，变化于 117.25% ~ 129.56%(图 2)；贝达的增加量为 34.59%，而 110R 和 140Ru 的根结可溶性糖增加量最小，分别比对照增加了 25.12% 和 17.00%。

2.8　根结形成对游离脯氨酸的积聚作用

根瘤蚜侵染葡萄根系后，根结内游离脯氨酸含量比未侵染的根尖显著升高，巨峰，赤霞珠和贝达上根结内游离脯氨酸的增加量较高，变化于 100.9% ~ 168%；公酿的根结内游离脯氨酸的增加量为 79.29%；而在 110R 和 140Ru 上的增加量最小，分别仅为 33.00% 和 32.23%（图 3）。

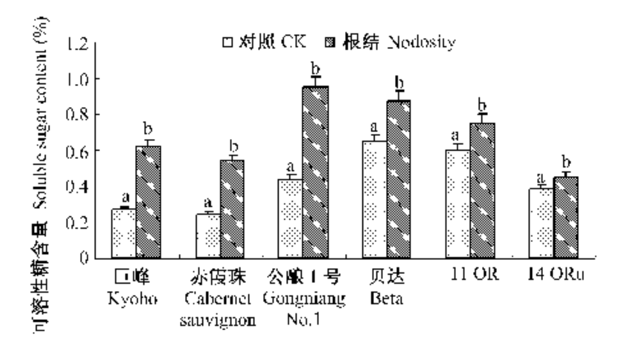


图 2　不同葡萄品种根结形成对可溶性糖含量的积聚效应
Fig. 2　Effects of nodosity formation on accumulation of soluble sugars in different grape varieties

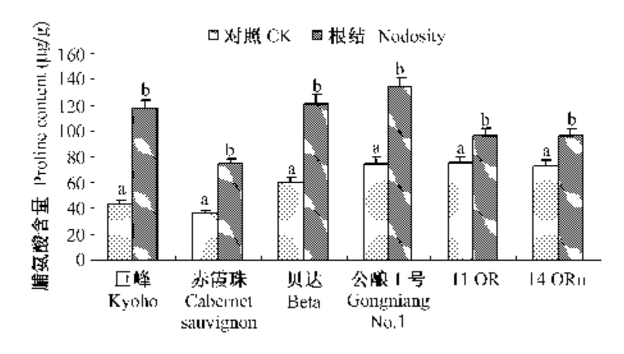


图 3　不同葡萄品种根结形成对游离脯氨酸的积聚效应
Fig. 3　Effects of nodosity formation on proline accumulation in different grape varieties

3　讨论

根瘤蚜侵染对根系造成的危害表现在两个方面，直接作用是根结与根瘤的形成吸取根系的营养物质，间接危害是有害微生物随刺吸伤口进入葡萄根系造成继发感染而腐烂。Granett 和 Walker（通讯交流，待发表）研究发现，根瘤蚜和真菌共同存在条件下根系的腐烂程度远高于仅被根瘤蚜侵染而没有真菌存在的情况；而在人为造成机械损伤并有真菌共存的条件下，根系腐烂程度甚至高于根瘤蚜和真菌共存的处理，这说明伤口是造成根系腐烂的先决条件。根瘤蚜对葡萄的为害程度正是取决于其造成伤口即形成根结，特别是根瘤的多少。前人的研究已经证实，葡萄粗根在阻挡根瘤蚜侵染过程中不断形成木栓化组织，在敏感品种反应滞后的情况下构成侵染即形成肿瘤（Boubals，1966b）；伤口的存在造成有害微生物特别是镰刀菌 *Fusarium* 的侵入，随着瘤结的溃败侵染进一步加剧，导致生长后期粗根大量腐烂；而新根不断形成、不断被破坏（形成根结）的过程，直接导致了根系吸收功能的丧失，使植株最终走向死亡。本实验发现，在盆栽 60 d 的条件下，敏感品种的新根已经形成大量根结，少量粗根形成根瘤，但并未腐烂；至生长季结束后敏感品种很少看到健康新根，形成根瘤的粗根大部分腐烂严重；而抗性砧木新根上不形成或形成少量根结，粗根上均不形成根瘤，因此生长季末仍然保持健康的根系，说明抗性砧木是通过抑制根瘤蚜在主根上的侵染，使其不能够在主根上形成根瘤来达到抗性目的。

然而一些抗性砧木，如本实验中的 140Ru，110R 和 Lot，前人实验的 SO4，5BB，5C，101-14Mgt 等（Boubals，1994；Granett *et al*.，2007）在不同地区仍然能够形成少量根结。有关根结的存在是否会影响植株生长的疑问，以前缺乏实验数据，近年的实验结果存在较大分歧。Trethowan 和 Powell（2007）田间实验结果表明根瘤蚜侵染后抗性砧木树势变化不大。Granett 等（2007）稍早时发现砧木 101-14Mgt 和 5C 被根瘤蚜侵染后形成根结，枝条生长量和葡萄产量均低于相邻未被侵染地块中的健康植株，因此认为仅形成根结也能够导致树势衰退；但其后的研究表明根结的腐烂并不能导致主根受到侵染，且根结腐烂后主根可以继续产生新根，不会对植株产生直接威胁，因而认为先前结论不够准确，认为根结的形成不会影响到抗性砧木树势的衰退，树势的衰退可能是根瘤蚜侵染以外的其他因素，如灌溉不足等。

本实验的结果表明，不形成根结的砧木枝条相对生长量没有明显差异，而少量形成根结的砧木枝条生长量有一定减少，在某种程度上说明根结对植株生长有一定的削弱作用。其中原因一方面可以解释为根结直接破坏了新根的吸收功能，限制了营养供应；另一方面根结作为根瘤蚜生长发育所需的能量库，蚜虫和植株竞争养分，改变了营养分配方向，减少了枝条的营养供应。国内外的实验结果也支持这一推断。Kellow 等（2004）采用半薄切片法发现根结中积累了大量的淀粉粒，定量测定表明淀粉含量增加量在 10 倍以上，多种氨基酸含量均明显升高。Ryan 等（2000）等采用离体根段接种发现根瘤中淀粉和可溶性糖含量均高于未侵染离体根段韧皮部。本实验测定发现，敏感品种形成的根结中可溶性糖，

淀粉和脯氨酸含量均显著高于正常根尖，且根结质量与根结内的营养积聚呈正相关，其中根结质量与淀粉含量增加量的相关系数达0.94，与可溶性糖含量增加量的相关系数达0.81，与游离脯氨酸含量增加量的相关系数达0.93。推测这些物质可能是根瘤蚜所需的营养物质。

尽管抗性砧木也形成根结，但根结的体积和数量都明显小于栽培品种，所含营养物质也比较少，形成的根结死亡较快，因此表现死根结比例较高，且大部分呈干瘪状，而敏感品种根结大而多，死亡后呈含水量较高的腐烂状。推测砧木通过限制营养物质和水分向根结的定向运输，导致根瘤蚜成虫寿命缩短，有害微生物随刺吸轨道进入的机率增加；也有可能产生一系列类似于程序性死亡或对细胞有毒的物质。其具体机制还有待于进一步研究。

参考文献（References）

Boubals D，1966a. Étude de la distribution et des causes de la resistance au phylloxera radicicole chez les Vitacées. *Annales de l'Amélioration des Plantes*，16：145－184.

Boubals D，1966b. Heredite de la resistance au phylloxera radicicole chez la vigen. *Annales de l'Amélioration des Plantes*，16(4)：327－347.

Boubals D，1994. Phylloxera，attention! In Germany，a more aggressive root feeding race of phylloxera could be attacking the roots of SO4，5BB，5C，and 125AA（all *riparia* × *berlandieri*）! *Progres Agricole et Viticole*，111(17)：374－375.

Corrie AM，van Heeswijck R，Hoffmann AA，2003. Evidence for host associated clones of grape phylloxera *Daktulosphaira vitifoliae* (Hemiptera：Phylloxeridae) in Australia. *Bull. Entomol. Res.*，93：193－201.

De-Benedictis JA，Granett J，1992. Variability of responses of grape phylloxera（Homoptera：Phylloxeridae）to bioassays that discriminate between California biotypes. *Journal of Economic Entomology*，85（4）：1 527－1 534.

Du YP，Wang ZS，Sun QH，Zhai H，Wang ZY. 2007. Evaluation on grape phylloxera resistance in several grape varieties and rootstocks. *Acta Entomologica Sinica*，51(1)：33－39.［杜远鹏，王兆顺，孙庆华，翟衡，王忠跃. 2008. 部分葡萄品种和砧木抗葡萄根瘤蚜性能鉴定. 昆虫学报，51(1)：33－39］

Granett J，Walker MA，Fossen MA，2007. Association between grape phylloxera and strongly resistant rootstocks in California：bioassays. Proceedings of the Third International Phylloxera Symposium. *Acta Horticulturae*，733：25－31.

Kellow AV，Sedgley M，Heeswijck RV，2004. Interaction between *Vitis vinifera* and grape phylloxera：changes in root tissue during nodosity formation. *Annals of Botany*，93：581－590.

Kocsis L，Granett J，Walker MA，Lin H，Omer AD，1999. Grape phylloxera populations adapted to *Vitis berlandieri* × *V. riparia* rootstocks. *Am. J. Enol. Vitic.*，50(1)：101－106.

Ryan FJ，Omer AD，Aung LH，Granett J，2000. Effects of infestation by grape phylloxera on sugars，free amino acids，and starch of grapevine roots. *Vitis*，39(4)：175－176.

Song GC，Granett J，1990. Grape phylloxera（Homoptera：Phylloxeridae）biotypes in France. *Journal of Economic Entomology*，83（2）：489－493.

Trethowan CJ，Powell KS，2007. Rootstock-phylloxera Interactions under Australlian field condition. *Acta Horticulturae*，733：115－121.

Umina PA，Corrie AM，Herbert KS，White VL，Powell KS，Hoffmann AA，2007. The use of DNA markers for pest management clonal lineages and population biology of grape phylloxera. *Acta Horticulturae*，733：183－189.

（责任编辑：袁德成）